Vestnik zoologii, **41**(5): 387—403, 2007

УДК 634.1/7:591:631.95+634:574(477.7)328.28

ИНФОРМАЦИОННЫЙ ФАКТОР ОРГАНИЗАЦИИ ПАТОСИСТЕМ И ИХ КОЭВОЛЮЦИИ НА ПРИМЕРЕ РЕГУЛЯЦИИ ОНТОГЕНЕЗА И ВОСПРОИЗВОДСТВА ACARI И INSECTA И СИНХРОНИЗАЦИИ ИХ ФИЛОГЕНЕЗА С ANGIOSPERMAE. СООБЩЕНИЕ 2

В. И. Митрофанов[1], Ю. М. Фадеев[1], А. В. Манько[2], Э. Р. Мыттус[3], С. Я. Попов[4], Г. В. Ходаков[1], А. А. Хаустов[1], Л. П. Ягодинская[1]

[1] *Никитский ботанический сад — Национальный научный центр УААН, пгт Никита, Ялта, АР Крым, 98648 Украина*
E-mail: nbs1812@ukr.net; nbg@yalta.crimea.ua
[2] *Институт защиты растений УААН, ул. Васильковская, 33, Киев, 03022 Украина*
[3] *Эстонский аграрный университет, ул. Вески, 13, Тарту, 51005 Эстония*
[4] *Московская сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева, Лиственничная аллея, 49, Москва, 127550 Россия*

Принято 28 сентября 2006

Информационный фактор организации патосистем и их коэволюции на примере регуляции онтогенеза и воспроизводства Acari и Insecta и синхронизации их филогенеза с Angiospermae. Митрофанов В. И., Фадеев Ю. М., Манько А. В., Мыттус Э. Р., Попов С. Я., Ходаков Г. В., Хаустов А. А., Ягодинская Л. П. — В статье рассмотрены изопреноидные регуляции онтогенеза организмов, структурных процессов в сообществах, а также эволюции и адаптации видов, сделана попытка теоретического обоснования для использования в управлении ростом популяций на основе анализа категорий скорости рождаемости (продуктивности) и смертности, составляющих таблиц жизни (life tables), в охране редких видов и борьбе с патогенами растений.

Ключевые слова: терпеноиды, биохимическая регуляция, онтогенез, филогенез, адаптогенез, метаболизм экосистем.

Information Factors of Pathosystems Organisation and Their Coevolution on an Example of Regulation of Onthogenesis and Reproduction of Acari and Insecta and Synchronization of Their Phylogenesis with Angiospermae. Mitrofanov V. I., Fadeev Yu. M., Man'ko A. V., Mytrus E. R., Popov S. Ya., Khodakov G. V., Khaustov A. A., Yagodinskaya L. P. — Izoprenoid regulation of ontogenesis of organisms, demographic processes in structure of populations and also evolution and adaptation of species are considered. Theoretical substantiations of its practical use for management of population growth in rare species conservation and in plant pathogene control are attempted based on analysis of birth and death rate categories (productivity), which form the life tables.

Key words: terpenoids, biochemical regulation, ontogenesis, phylogenesis, adaptogenesis, metabolism of ecosystems.

Посвящается
155-летию со дня рождения И. Ф. Шмальгаузена
и 120-летию со дня рождения И. И. Шмальгаузена

Обсуждение результатов и обобщения

Итоги исследований, начатых в 70-х гг., позволяют сделать некоторые обобщения по проблеме коэволюции растений и клещей и приблизиться к реше-

нию задачи разработки основ долгосрочного регулирования роста популяций вредных видов. Основу этого формируют методы и средства управления онтогенезом, воспроизводством, поведением и демографической структурой популяций.

Перед началом такого обсуждения необходимо обратится к истории коэволюции растений и клещей.

Исследование палеохронологии появления Acari

Клещи – одни из древнейших среди животных организмов на Земле. Тем не менее у них практически не известны паразиты, за исключением акаропатогенных грибов, вирусов и риккетсий. Этот вывод применим к современным Acari вообще и наиболее специализированным Tetranychoidea среди Prostigmata в частности.

В настоящее время всех клещей объединяют в три подотряда – Acariformes, Parasitiformes и Opilioacariformes, насчитывающих в совокупности примерно 400 семейств и более 1700 родов и включающих в себя около 45 тыс. видов, в том числе и тех, которые дошли до нас в ископаемом состоянии.

Подтип хелицеровые – Chelicerata (тип Arthropoda), к которому относятся клещи, по палеонтологическим сведениям берет свое начало с раннего кембрия (палеозой), когда они возникли одновременно с подтипом трилобитообразных – Trilobitomorpha, видимо, от одного общего предка, а именно – кольчатых червей (тип Annelida) (Михайлова и др., 1989). Практическое становление хелицеровых совпало во времени с появлением на суше грибов (царство Fungi), странным образом сочетающими в себе признаки растений и Arthropoda: наличие хитина (прочного и химически стойкого полисахарида), мочевины и запасного продукта гликогена (а не крахмала), а также наличие некоторых общих биологически активных веществ (феромонов). В эволюции клещей нашла отражение связь их с почвенными грибами, видимо, на начальном этапе коэволюции у Endeostigmata и Oribatei, а на современном этапе у растениеобитающих Trombidiformes – в тесной коэволюции с высшими цветковыми растениями через микофагию и палинофагию. На промежуточных этапах у части клещей возникало факультативное хищничество, сменявшееся затем фитофагией преимущественно цветковыми растениями.

Первые и весьма сомнительные сведения об Acari известны из Шотландии, о наиболее древнем из видов клещей – *Protacarus crani* Hirst из надсемейства Pachygnathoidea из раннего девона (Krantz, Lindquist, 1979). В середине палеозоя (поздний силур – ранний девон), видимо, имела место бурная адаптивная радиация, вследствие чего появился класс Arachnida – паукообразных, включающих пауков и клещей, близких к современным Nanorchestidae. Одним из результатов воздействия этой радиации явилось происхождение относительно «примитивных» клещей Oribatei и Endeostigmata (Hirst, 1923, цит. по: Дубинин, 1962).

В середине силура сформировались биполярные растения подцарства Telomophyta, такие как отдел (тип) Rhyniophyta – первые наземные трахейные растения: риниофиты (= псилофиты). Следы первых бескрылых насекомых обнаруживаются одновременно с появлением первых папоротниковидных голосеменных (семенные папоротники), образовавшихся от папоротниковидных, датируемых девоном. В позднем карбоне появились мхи и первые крылатые насекомые, совпавшие во времени с первой четкой флористической и геоклиматической дифференциацией суши. Пермь ознаменовалась появлением беннеттитовых растений, а из насекомых – ручейников (Trichoptera), давших впоследствии в раннем мелу начало появлению отряда бабочек – Lepidoptera. Верхнеюрские орибатеи в период доминирования голосеменных и папоротниковидных уже были очень близки современным клещам – орибатидам

(Криволуцкий, Красилов, 1977). Таким образом, хелицеровые вместе с трилобитообразными берут свое начало в кембрии от общего предка, обитавшего еще в венде (протерозой), т. е. с появления первых билатеральных животных (раздел Bilateria). Появление паукообразных (пауков и клещей) датируется концом силура — началом девона, т. е. примерно 450—400 млн лет назад (Lindquist, 1984).

Палеохронология появления Tetranychoidea и общие закономерности в эволюции и адаптации Arthropoda

Клещи надсемейства Tetranychoidea являются эволюционно наиболее продвинутой и специализированой группой среди современных Prostigmata. Важным временным периодом начала отсчета их появления является меловой (Митрофанов, 1983). Именно в нижнем мелу берут свое начало покрытосеменные или цветковые растения — Angiosperma (= Magnoliophyta), с которыми Tetranychoidea облигатно связаны трофическими связями, и первые клоачные млекопитающие (Prototheria), из которых впоследствии развились сумчатые (Metatheria) и плацентарные (Eutheria), также зависящие от этих растений (Жерихин, 1978).

В это время наблюдается количественный (но еще не видовой!) расцвет отрядов растительноядных насекомых, связанных с хвойными и первыми покрытосеменными растениями, в том числе и галлообразователей (например, обнаружено их присутствие на древнейшем из покрытосеменных «*Sassafras*» *potomacensis* Berry. Вспышка биоразнообразия млекопитающих и появление первых бабочек семейства Micropterigidae, похожих на современных *Micropteryx* sp. с грызущим ротовым аппаратом и обитающих на мхах, приходится на поздний мел, т. е. на период полного расцвета цветковых растений как доминирующей фитоформации. К этому времени уже достоверно известны родственные Tetranychoidea клещи семейств Bdellidae и Cheyletidae (Криволуцкий, Рябинин, 1976), которые, видимо, появившись в раннем мелу, к этому времени уже окончательно сформировались. Именно все вместе сказанное, в особенности появление семейства Cheyletidae, близкого к паутиным клещам, а также закономерности их зоогеографического распространения и исключительная первичная связь с покрытосеменными растениями, наряду с бабочками и млекопитающими, использованы нами в определении приблизительного времени появления Tetranychoidea в раннем мелу (Митрофанов, 1983). Уже в позднем мелу наблюдалось чрезвычайное обилие хелицеровых. В период поздний мел — эоцен в семействе Cheyletidae был описан вид «*Cheyletus*» *burmiticus* Cockerell, из Бирмы (Cockerell, 1917, цит. по: Жерихин, 1978). В раннем кайнозое специализированные фитофаги покрытосеменных растений были обильны и широко распространены. В палеоцене — эоцене из Пакистана и Индии были описаны клещи семейств Parasitidae и Acaridae (*Palaeotyroglyphus fossilis* Mani) (Mani, 1945 цит. по: Дубинин, 1962), что свидетельствует уже об окончательном формировании биоразнообразия Acari, близкого к современному. Таким образом, появление Tetranychoidea может быть датировано, по нашему мнению, границей юры—мела. Все вместе взятое свидетельствует о крайне медленной эволюции Acari в целом по сравнению с подтипом Tracheata — трахейнодышащими, в частности с классом Insecta — насекомыми, и уже тем более не идет ни в какое сравнение с классом Mammalia — млекопитающими, хотя количество генераций за единицу времени не в пользу последних. Возможно также, что дело тут не только в количестве поколений, но и в большей роли избирательной и меньшей — неизберательной (катастрофической) элиминации (отборе) у Mammalia, сравнительно с Insecta и Acari. Но эволюция Tetranychoidea — яркий пример

впечатляющего исключения из этого правила. В этом сыграла, по-видимому, исключительную роль их трофической связи с высшими цветковыми растениями.

Биполярность растений и билатеральность животных — финал разделения функций выживания (завершенности онтогенеза) и реализуемости воспроизводства (репродуктивной сферы) под давлением r/K-отбора

С точки зрения теории управления важно разграничение понятий продуктивности (рождаемости), непосредственно связанного с представлением о регуляции скорости роста популяций, и выживаемости (смертности) в результате нарушения хода онтогенеза. Оба признака являются скоростями, характеризующими балансовую структуру (демографию) популяций.

Радиальная симметрия наблюдается только у водных организмов — у растений и у животных. Билатеральность присуща водным и наземным животным, а биполярностью характеризуются преимущественно наземные растения. Радиальная симметрия может рассматриваться как реакция организмов на почти одновременное и слабое давление r/K-отборов в результате большей протяженности воздействия средовых факторов во времени и огромной скорости сменяемости генераций как способа уменьшения энтропии, согласно принципу Э. С. Бауэра (1935).

Биполярность и билатеральность, по сути, есть проявление одного порядка чередования сильного воздействия естественного r/K-отбора, приводящего к разделению функций и специализации органов на генеративные (репродуктивные), ответственные за продуктивность, передачу генетической информации потомству и рост автономности организма от изменчивости норм флуктуации среды в филогенезе, а также соматические, обеспечивающие жизнестойкость и выживание организмов существующего поколения в пределах нормы изменчивости реальной физической и биотической среды в течение онто- и морфогенеза. Обе категории функциональных признаков являются количественными с низкой наследуемостью ($h^2 \leq 0{,}3$–$0{,}5$).

Онтогенез членистоногих отражает очень важную роль непостоянства внешних условий на различных этапах индивидуального развития и в эволюции. Экологические условия, в которых протекал филогенез, можно проследить на примере насекомых. Смена сред обитания и образа жизни отражаются в изменении и взаимозависимости четырех главных функций онтогенеза: 1) морфогенеза, 2) роста и развития, 3) поведения и размножения, 4) расселения и миграции. Произошло отделение этих функций друг от друга, и концентрация их на разных этапах индивидуального развития (Расницин, 1965, цит. по: Родендорф, 1980). Возникновение сложного превращения (метаморфоза) и его различных фаз позволило соответственно распределить между ними эти четыре главные функции онтогенеза. Морфогенез стал осуществляться в покоящихся фазах (яйце и предимаго — куколке); рост и развитие в фазе личинки и нимфы; поведение, спаривание, размножение и расселение — у крылатой половозрелой фазы — имаго. В этом процессе особенно важно у насекомых возникновение второй морфогенетической фазы покоя в развитии после яйца, а именно куколки (Родендорф, 1980), и хризодейтонимфы у высших клещей. Роль предымагинальной морфологической стадии покоя заключается не только в ускорении развития, но и в прохождении промежуточных стадий формирования тех или иных органов взрослого организма. Воздействуя аналогом ювенильного гормона на предлиночной и линочной стадиях куколки, у жуков удавалось остановить процесс морфогенеза и одновременно «проявить промежуточные стадии, считавшиеся исчезнувшими в филогенезе» (Тихомирова, 1976, цит. по: Роден-

дорф, 1980). Все четыре упомянутые функции в конечном счете обеспечивают две жизненно важные стратегии выживания: K-жизнеспособность и r-плодовитость.

У высших растений жизненный цикл протекает с закономерным чередованием двух поколений (полового и бесполого) при преимущественном доминировании одного из них, причем у цветковых растений образование семян идет быстрее, чем у голосеменных, так как упрощен процесс репродукции. Считается, что это последнее явилось одним из основных факторов их почти мгновенного расцвета, начиная с позднего мела и длящегося до сих пор (Михайлова и др., 1989). Онтогенез растений, как модулярных организмов, не дает информацию для реконструирования их филогенеза в отличие от унитарных организмов. Очевидно, что одного лишь прогрессивного упрощения и одновременно совершенствования способа размножения с увеличением количества потомков и скорости смены генераций для успеха эволюций и выживания недостаточно. Необходимо еще занять выгодное место в начале r/K-сукцессии (Жерихин, 1978). У клещей это можно проследить на примере сукцессии партеногенетических видов Tetranychoidea в плодовых садах, регулярно подвергаемых обработкам технологическими средствами защиты растений. Повсеместно распространенный в Украине типичный представитель K-вида *Bryobia redikorzevi* Reck (семейство Bryobiidae), являющийся обычно фоновым и малочисленным, одним из первых немедленно прореагировал вспышками своего массового размножения в ответ на уничтожение полезной фауны в результате применения препаратов широкого спектра действия хлор- и фосфорорганического синтеза. Однако вскоре этот вид, размножающийся обычно путем телитокии и неспособный быстро образовывать резистентные формы к пестицидам, был вытеснен арренотокными доминантными r-видами *Panonychus ulmi* Koch в орошаемом садоводстве и *Amphitetranychus viennensis* Zacher — на богаре (семейство Tetranychidae), непременно присутствующими в садах в низкой численности. Оба вида довольно быстро реагируют на применение акарицидов появлением у них резистентных к пестицидам форм.

Роль различных систем органов в эволюции и адаптации у животных неравнозначны: так, сомы в K-отборе с ориентацией на обеспечение собственного выживания особи и в «заботе» о выживании потомства, и репродуктивной сферы в r-отборе на активизацию поиска особей противоположного пола с ориентацией на максимальную реализуемость вклада (продуктивность) особи в продолжение существования популяции. Отсюда разная скорость эволюционных и адаптивных преобразований функционально различающихся органов и их неодинаковая информационная ценность для филогенетических построений. Наличие гетеробатмии могло бы облегчить анализ апоморфности и плезиоморфности для целей филогении, но допущение возможности единовременной адаптивной радиации делает подобные реконструкции некорректными, а также повышает значение репродуктивной изоляции в этом процессе.

Примат биохимических факторов в коэволюции тетраниховых клещей и цветковых растений

Появление Tetranychoidea, видимо, не сохранивших прямых следов своего происхождения в ископаемой форме, по комплексу косвенных палеозоологических и других данных датируется нами границей юрского и мелового периодов. Интенсивное их филогенетическое развитие логично вписывается в палеонтологические события, происходившие с растительными формациями и в животном мире в середине и конце мезозоя и в кайнозое (Митрофанов, 1983). Цветковые растения, возникнув в начале мелового периода, становятся ланд-

шафтообразующим фактором не ранее чем в середине мела. Такое совпадение не могло быть случайным. На появление цветковых растений как причину существенных изменений в растительном и животном мире планеты обращает внимание целый ряд исследователей (Родендорф, 1970, 1980; Жерихин, 1978 и т. д.), особенно выделяя их влияние на становление теплокровных и отряда чешуекрылых (Lepidoptera) среди многочисленного класса насекомых (Insecta). Интенсивное развитие тетранихоидных клещей является, таким образом, третьим подобного рода случаем взрывообразного филогенеза групп организмов, тесно связанных с появлением цветковых растений — в дополнение к теплокровным и чешуекрылым.

О механизме влияния цветковых растений на появление и интенсификацию филогенеза этих групп организмов в литературе пишется обычно в самой общей и предположительной форме. В качестве наиболее общей причины обычно указывают на расширение кормовой базы, произведенной миром цветковых растений для теплокровных и чешуекрылых (Жерихин, 1978) и, как мы теперь видим, для Tetranychoidea. Переход на питание за счет цветковых растений у Eriophyoidea протекал более естественно, так как он, видимо, был подготовлен ходом их предшествовавшей эволюции в тесной связи с хвойными голосеменными растениями. Но могло ли это явиться единственной причиной?

Ведь для Tetranychoidea такой поворот событий, как переход на полностью зависимый от метаболизма покрытосеменных растений образ жизни, представляется весьма решительным. Их микофагия и палинофагия, усиливающееся давление со стороны хищных клещей и насекомых-акарифагов не последнюю роль сыграли в становлении Tetranychoidea, в открытии новой для себя ниши. Как заключает В. В. Жерихин (1978: 144—150): «...взаимодействия насекомых и древних покрытосеменных растений вообще были очень сложными. Если насекомые, вероятно, сыграли немаловажную роль в формировании и расселении энтомофильных цветковых, то обратное действие смены растительности на состав насекомых и ход их эволюции было поистине колоссальным. Их изменения вызывали ответную эволюцию растений, изменения мелких позвоночных, основной пищей многих из которых они являлись, изменения других насекомых и других групп беспозвоночных», давших в мелу веер адаптивной изменчивости от хищных до растительноядных рафигнатоидообразных клещей у свободноживущих сапрофитов типа Endeostigmata и Oribatei. В основе таких глобальных изменений, которые наблюдаются на поверхности явлений в меловой период, могли быть глубинные **метаболические** и **биохимические** перестройки экосистем, носящие радикальный характер в мире растений и являющиеся главным регулирующим фактором в средообразовании (Kintya et al., 2001; Фадеев, Митрофанов, 1995; Акимов и др., 1997).

Биохимическая детерминация резонанса филогенезов растений и животных и адаптивное значение биохимического полиморфизма

Синхронизация онтогенезов паразитов с их растениями хозяевами в патосистемах осуществляется циркадной и гидротермической сезонностью климата. Иное дело — синхронизация их филогенезов. Действительно, есть все основания полагать, что филогенез самих цветковых растений стоит в одном ряду с феноменом интенсификации филогенеза теплокровных, чешуекрылых и клещей надсемейством Tetranychoidea и в какой-то мере Eriophyoidea. Резонанс филогенезов в мире растений и животных имеет в основе, по-видимому, одну общую биохимическую причину — тритерпеновую синхронизацию филогенезов. Поскольку растения первичны в механизме становления метаболизма наземных животных (Лукнер, 1979), то интересно проследить эту связь на примере

цветковых растений и Tetranychoidea. В отличии от последних появление и интенсивный филогенез цветковых растений имеет надежду на предметное объяснение. Одной из причин «отвратительной тайны триумфа цветковых», по выражению Чарльза Дарвина (Мейен, 1986) являются биорегуляторы тритерпен-глюкозидной группы изопреноидов, появившихся еще в Археозое (Кальвин, 1971). В Археозое возникла жизнь и появились первые прокариотные организмы, представленные бактериями и цианобионтами, в метаболизме которых уже принимал участие фарнезол, о чем речь шла выше. Как показали наши комплексные многолетние исследования (Акимов и др., 1997; Kintya et al., 2001) тритерпеноиды олеанан-лимоноидного биогенетического цикла с конформацией исходного сквалена c. c. c. b. (Devon, Skott, 1972) имеют закономерное распределение у цветковых растений, особенно четко выраженное при рассмотрении их на уровне подклассов. Полициклическая часть ключевой структуры этих тритерпенов по хеморазнообразию и частоте встречаемости на уровне видов статистически трансформируется от Magnoliidae с пиком у Rosidae по мере становления всего спектра подклассов цветковых растений (Тахтаджян, 1987): Magnoliidae – Ranunculidae – Caryophyllidae – Hamamelidiidae – Dilleniidae – Rosidae – Lamiidae – Asteridae. Пентациклические системы, проходящие через все подклассы цветковых растений, трансформируются до деградированных трицеклических в двух-трех отдельных семействах подкласса Rosidae. Рекорд по количеству выявленных терпенов принадлежит семейству Fabaceae (Secoy, Smith, 1983, цит. по: Телитченко, Остроумов, 1990; Акимов и др., 1997).

Наоборот, стерановые производные, или фитостероиды (циклоартаны) биогенетического цикла с конформацией исходного сквалена c. b. c. b., распределены вне такой выраженной системности и у хвойных, и у цветковых растений. Более того, ключевой скелет этих соединений остается практически неизменным (Фадеев, Митрофанов, 1995). Самым существенным из всего сказанного является то, что хеморегуляция онтогенеза растительных и животных организмов в филогенезе на всем протяжении их прогрессивного эволюционного совершенствования от зарождения жизни до современности осуществляется тритерпенами, производными стерановой группы (циклоартанами). Тогда как адаптивная радиация (специализация) цветковых растений и коэволюционно связанных с ними теплокровных животных отряда Lepidoptera из мира насекомых и клещей Tetranychoidea в значительно большей степени обусловлена регуляцией онтогенеза и адаптогенеза тритерпенами олеанан-лимоноидного биогенетического цикла. Таким образом, интегрированную адаптивную эволюцию в цепи прогрессивных превращений в мире растений можно представить как неальтернативный биохемогенез и биохимический полиморфизм двух групп веществ тритерпеновой природы, известных еще со времен архея: **стеранов,** производных циклоартана, задействованных в эволюции с самого начала вплоть до наших дней и обеспечивших в конце концов в мелу появление цветковых растений и **псевдостеранов** олеанан-лимоноидного цикла, уже как результат востребованности их в биохимическом синтезе впервые лишь спустя 3 млрд лет, обеспечивших «взрыв» биоразнообразия адаптивных форм покрытосеменных (Magnoliophyta) растений практически одновременно с их возникновением и утверждение полного господства мира цветковых. Для сравнения можно отметить, что современная флора голосеменных (Pinophyta) включает в себя 2—5 классов, 9—20 порядков ~ 600 видов, тогда как современная флора покрытосеменных включает в себя 2 класса (однодольные и двудольные) и 533 семейства, 13 000 родов и ~ 250 тыс. видов (Тахтаджян, 1987; Михайлова и др., 1989).

Основные последствия расцвета цветковых растений – вымирание насекомых семействами, надсемействами и целыми подотрядами и появление

чешуекрылых (Родендорф, 1970, 1980; Жерихин, 1978), естественно, объяснимы привнесением в трофические взаимодействия новых регуляторов метаболизма. Фитозависимый метаболизм некоторых наземных животных предполагал в результате этого три варианта — вымирание, адаптацию или, наконец, появление организмов предельно тесно зависимых коэволюционными отношениями с растениями настолько, что метаболизм этих организмов оказывается сформирован цветковыми растениями в новый симбиотрофный тип единого метаболического пространства, характеризующийся переходом от коэволюции к мутуализму. При этом животные организмы становятся зеркальным метаболическим отражением или продолжением («тенью») своих хозяев — цветковых растений, следуя за их селекционно-генетическими и хемогенетическими процессами в рамках единой патосистемы как минимальной далее неделимой единицы экосистемы.

Усиление паразитарных связей тетранихоидных клещей шло ускоренно в направлении следования за эволюцией растений по мере усиления накопления ими биологически ценных для жизни веществ: единичные виды обнаружены на мхах и папоротниках, менее 1% видов связаны с голосеменными. Большинство видов клещей приурочено к покрытосеменным растениям, из которых наиболее предпочитаемыми по численному биоразнообразию клещей являются виды и семейства из подклассов Asteridae и Lamiidae, за ними следуют Liliidae и Rosidae (Фадеев, Митрофанов, 1995). Первое из них занимает одно из вершинных положений в эволюции покрытосеменных, Lamiidae и Liliidae характеризуются наивысшей способностью к накоплению белковых веществ. Большинство тетранихоидных клещей олигофаги и монофаги (Митрофанов, 1983).

После появления цветковых растений наземные животные впервые столкнулись с новыми биорегуляторами, которые не имели в процессе предыдущего исторического этапа становления своего метаболизма. Так или иначе, но чешуекрылые имеют не просто фитозависимый метаболизм, а получаемый отчасти в готовом виде от конкретных растений (Героут, 1974; Левинсон, 1974; Лукнер, 1979; Левинтон, 1993 и др.). В той же мере это относится и к клещам Tetranychoidea (Митрофанов, Кульман, 1990; Митрофанов и др., 1994).

Суммируя изложенное, следует подчеркнуть, что все тритерпеновые глюкозиды считаются адаптогенами (Кальвин, 1971). Но при этом стерановая группа этих соединений, в частности циклоартаны, сопутствуют сменам типов растений от низших к высшим, и особенно специфичны прежде всего хвойным. Они не столько «адаптируют», как «создают» все новые более сложные типы организмов через регуляцию их онтогенеза в филогенезе, совершенствуя качественное биоразнообразие самых крупных таксонов. В конечном итоге они «создали» и цветковые растения. В биохимическом плане стераны на определенном этапе эволюционно-адаптивного развития органического мира (что, видимо, и произошло в мелу) создали возможности для начала биохемосинтеза тритерпенов даммаран-олеанан-лимоноидной группы. Они-то и взяли на себя «ответственность» за спонтанный расцвет биоразнообразия адаптивных форм цветковых растений (но не более того!) (Фадеев, Митрофанов, 1995).

Таким образом, **циклоартаны** (стераны) не только и не столько адаптогены, а прежде всего «креаторы» новых типов организации и регуляции метаболизма. Напротив, при всем разнообразии проявлений новых форм цветковых растений псевдостерановые тритерпены **даммаран-олеанан-лимоноидной** группы — это лишь только «адаптаторы», увеличивающие количественно биоразнообразие высших таксонов на уровне подклассов в результате экополиморфизма, обеспечивающего «приспособление» к изменяющей среде в пределах «нормы реакции». Стераны «не нуждаются» во множестве форм; они не «адаптируют»

организмы к конкретной среде. Они через посредничество, например, хвойных, продолжали «творить» среду, во всяком случае наземную, способствуя «повышению» автономности организмов от постоянно меняющейся окружающей среды, т. е. к переходу их на более совершенную норму реакции. Первые — повышают функциональную устойчивость популяций растений, ее количественную характеристику (жизнеспособность), столь необходимую в стабильных доминантных климаксовых сообществах (автономность от среды и создание собственной внутренней среды), вторые — обеспечивают структурную устойчивость растений, т. е. качественную характеристику (жизнестойкость), необходимую в нестабильных пионерного типа сообществах на основе конформизма с внешней средой в результате адаптогенеза (= мутационного полиморфизма и абаптации преадаптивных форм) в рамках r/K-стратегий выживания.

Биохимические основы эволюционного сальтационизма и адаптогенеза

С развитием на Земле голосеменных растений, по-видимому, был достигнут некий предел емкости среды (K) для дальнейшего роста продуктивности флоры и фауны того времени, который в мелу мог стать «тормозом» дальнейшего развития живых существ. Этот предел был устранен появлением принципиально иного типа растений — покрытосеменных, которые раздвинули рамки нового резкого подъема продуктивности естественных ландшафтов и подняли границы предельной емкости среды (K) на более высокий уровень, обеспечив условия для всплеска адаптивной радиации, выразившейся в эффекте резонанса филогенезов цветковых растений и части животных (млекопитающих, птиц, бабочек и клещей). Уровень аккумуляции вещества, энергии и степень совершенства хемоинформационной регуляции экосистемы достигли наибольшего развития у высших растений, что явилось толчком к качественно новому этапу развития живого — переход от детрито- и некрофагии через палинофагию к фитофагии, и формирование собственной среды в виде иерархии многократно дублированных патосистем триотрофного типа на основе, например, сесквитерпена — фарнезола/неролидола, выступающего в качестве регулятора роста растений, пищевого атрактанта, феромона и кайромона, одновременно.

Триотрофный тип подобных патосистем, состоящих из продуцента-консумента I уровня — консумента II уровня, складывающиеся на основе нетрофических взаимодействий с участием фарнезола, неролидола, а также тритерпеновых глюкозидов и других продуктов метаболизма растений, обеспечивают динамическую стабильность природных биоценозов на уровне адаптивно стабильной стратегии (АСС) выживания патосистем.

Таким образом, два типа тритерпенов определяют эволюционный прогресс на основе, с одной стороны, роста продуктивности организмов сообществ, а с другой — выживаемости сообществ видов; т. е. соответсвенно стераны (циклоартаны) и псевдостераны даммаран-олеанан-лимоноидного синтеза. В этом мы видим сущность терпеноидной регуляции и синхронизации «метаболизма экосистем» в их самоорганизации и адаптивной эволюции, при этом подтверждается ключевая роль конформации исходного сквалена (рис. 1).

Структурно-функциональная характеристика единого информационно-метаболического пространства

Единое информационно-метаболическое пространство экосистем формируется в результате возникновения и последующего усиления трофических и нетрофических взаимодействий в виде первичного патосистемного звена сложных межвидовых отношений: «паразит—хозяин» и «хищник—жертва». Ресурсообразующим фактором в нем изначально являются главным образом высшие

растения. Их вторичный метаболизм создает структурно-функциональную основу ЕИМП эшелонированого типа. Процесс усложнения взаимодействий происходит последовательно, по крайней мере в два этапа роста зависимости фитофагов от растений, в ходе формирования патосистемы. Средообразование и управление взаимодействиями «растение—паразит» имеет биохимическую и генетическую основу и включает два основных этапа: первый — «оборона» и второй — «регулирование».

1. Токсические вещества — это первый или «оборонительный» эшелон защиты продуцентов от консументов. Результат действия этого механизма проявляется в качественных признаках изменения конечного состояния, т. е. соотношение: смертность (элиминация) / выживание. Подобный тип взаимодействий регулирует направление потоков энергии и веществ в экосистемах. Действия эти запретительно-разрешительного характера в самом начале возможного формирования патосистемы соответствуют принципу работы переключателя (триггера), т. е. 1/0. Такой механизм более типичен для пионерских стадий сукцессии травянистых растений, в которых содержаться антифиданты, репелленты, ретарданты, деттеренты, нейро- и кардиотоксиканты, фитонциды, фитоалексины, фагостимуляторы, пищевые аттрактанты и т. п. Всех их объединяют общим понятием — **хемоэффекторы**. Эти вещества устанавливают границы колебаний численности консументов, т. е. детерминируют размеры амплитудного коридора между минимально жизнеспособной популяцией и предельной емкостью поддерживающей среды (резистентная устойчивость).

2. Вещества информационного типа — это те, что регулируют процессы взаимоотношений продуцентов и консументов во времени. Результат действия этого механизма проявляется в количественных признаках соотношения: скорость процессов жизнеспособности (выживаемости) / рождаемость и в изменении их модальности (< / >, т. е. меньше / больше). Он может быть итогом суппрессивного (угнетающего) или стимулирующего действия после того, как состоялось образование патосистемы (после заражения или заселения растений патогенами и вредителями).

Данный тип веществ выступает в роли раздражителей и/или катализаторов реакций, определяющих завершенность онтогенеза (жизнеспособность), формирование репродуктивной сферы и эффективность поискового поведения, т. е. выполняют функции веществ информационного типа регуляции процессов метаболизма, половой и межвидовой коммуникации, общественной ориентации и миграции, «заботы о потомстве», от которых зависит размер вклада особей данного поколения в развитие следующих поколений. Эти отношения контролируются информационно-функциональными веществами из класса изопреноидов. От них зависит параметр упругой устойчивости, который складывается из параметров приспособленности патодема (хозяина) и патогена (паразита или хищника) и который определяет уровень адаптивно стабильной стратегии (АСС) выживания патосистемы.

Эти вещества подразделяются на две функционально и структурно различающиеся группы:

Первые из них более обычны для древесных растений конечных стадий сукцессии и климаксовых сообществ. К ним относятся биологически активные вещества — метаболиты и антиметаболиты, супрессоры, хемостериллянты, ингибиторы и стимуляторы, индукторы, гормоны линьки, роста, синтеза хитина и антигормоны — блокаторы и т. п. Функция этих веществ заключается в конечном счете во влиянии на приспособленность консументов, прежде всего на составляющую ее — жизнеспособность, путем воздействия на нормальный ход онтогенеза, нарушая рост и развитие. Значение этих веществ-регуляторов в

упорядочении и нормировании использования растительных ресурсов популяциями консументов при потреблении ими вещества и энергии потоков, проходящих через экосистемы. Этим достигается саморегуляция и лимитация возможности эпидемического роста численности фитофагов и паразитов. Подобные вещества получили наименование — **хеморегуляторы**. К ним относятся глюкозидные тритерпены, изопреноиды с 30 атомами углерода.

Вторая группа информационных биохимически активных веществ, действующих дистанционно, т. е. обращенных не «вовнутрь», а «вовне», объединяет летучие химические соединения терпеноидов с 10, 15 и 20 атомами углерода. Задача этих веществ — воздействие на приспособленность консументов через регуляцию их трофического и брачного поведения и рождаемости, т. е. регулирование коммуникационных связей между полами, между хозяином и паразитом, хищником и жертвой в рамках патосистем.

Нередко такая важная функция жизнедеятельности вида, как репродуктивная способность и фертильность, генерирование поколений в популяциях консументов, находится в полной зависимости от наличия вторичных метаболитов растений в нативном (готовом) виде, обеспечивая успех взаимодействий особей.

Эти вещества, выступающие в роли посредников, или **хемомедиаторов**, включают половые и следовые феромоны, феромоны «тревоги», кайромоны, алломоны, антиовопозиданты, т. е. обеспечивают функцию информационной ориентации и навигации. К этим веществам относятся многие монотерпены, сесквитерпены, некоторые дитерпены. Концентрации этих веществ в воздухе чрезвычайно малы и для их обнаружения и анализа требуется специальная высокочувствительная аппаратура. Эти вещества в равной мере присущи травянистым и древесным растениям. Наименования трех основных функциональных групп веществ вторичного матаболизма растений приведены нами по М. М. Телитченко и С. А. Остроумову (1990).

Взаимодействия между особями как внутри популяций консументов, так и между организмами внутри патосистемы, обеспечиваемые совместным участием гормональных (хеморегуляторы) и феромонных (хемомедиаторы) веществ на втором этапе формирования и функционирования патосистем, осуществляют системное регулирование r/K-приспособленности (рождаемости и жизнеспособности) в форме механизма, работающего по принципу колебательного контура экосистемы (упругая устойчивость) с обратными связями саморегулирования (положительными и отрицательными — ±). В этом их отличие от веществ, регулирующих взаимодействия первого этапа становления патосистемы — хемоэффекторов, действующих радикально по принципу «просто, быстро, однозначно» в виде прямых связей (1/0) триггерного характера, т. е. допуск/запрет на образование патосистемы (но не более того!), не способствуя росту устойчивочти системы (резистентная устойчивость).

На рисунке 1 показано, что ключевыми веществами в синтезе изопреноидов являются: аллилизомер изопентил-ПФ (первая изопреноидная единица); геранил-ПФ (предшественник монотерпенов); транс-фарнезил-ПФ (предшественник сесквитерпенов, с одной стороны, и сквалена (тритерпенов) — с другой; геранил-геранил-ПФ, предшественник дитерпенов, с одной стороны, и каротиноидов (тетратерпенов) — с другой.

Одни и те же вещества-регуляторы могут в зависимости от дозы выполнять разные функции и, наоборот, вещества разной химической природы могут иметь схожие действия. Все эти вещества способствуют стабильности экосистем и биоразнообразию коэволюционизирующих видов. Не случайно обсуждается возможность существования своего рода экологического кода терпенов (Героут, 1974; Левинсон, 1974; Телитченко, Остроумов, 1990) в дополнении к гене-

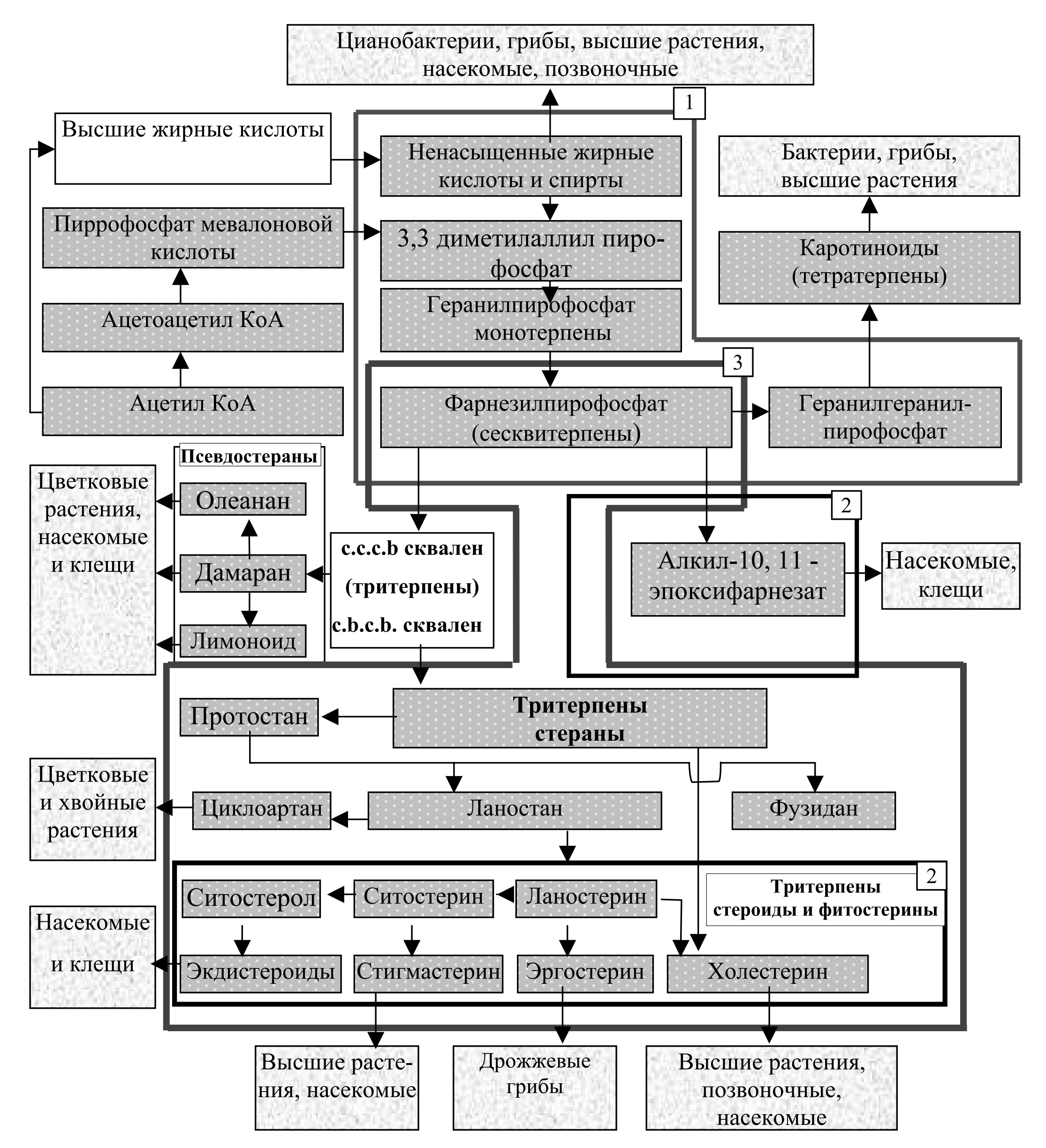


Рис. 1. Филогенез важнейших промежуточных продуктов биосинтеза терпенов и стероидов, отражающий этапы формирования единого метаболического пространства. В рамках указаны организмы, способные синтезировать данный продукт или зависимые от его наличия в готовом виде. Вещества с активностью феромонов в рамке 1; вещества, функционирующие как гормоны, в рамке 2; Перекрывание обеих функций показано Н-образной рамкой 3. Изопреноиды становятся активными только после отщепления пирофосфатной группы (по: Левинсон, 1974 с ориг. доп.).

Fig. 1. Phylogenesis of important intermediate products of biosynthesis of terpens and steroides, reflected the stages of creation of the single methabolism space. Organisms able to synthesize this product are given in the frames. N 1 — substances with active pheromones; N 2 — substances acting as hormones; N 3 — substances of double using are shown in H-frame. Izoprinoides have the activity only after nipping of pirophosphat group (after: Levinson, 1974 with addit. orig.).

тическому коду растений и животных. Результатом взаимодействия этих двух кодов нам представляется синхронизация филогенезов (коэволюция, т. е. изменчивость генетической информации) и регулирование онтогенезов (или адаптация, т. е. полнота реализуемости генетической информации) в результате отбора. Единое информационно-метаболическое пространство вместе с постулирован-

ной В. Н. Вернадским «ноосферой» в принципе могут составить абсолютное хемоинформационное поле биосферы многомерного типа из сети биохимических метаболических реакций (в смысле «метаболизма экосистемы»).

Выводы

Клещи представляются еще одной группой организмов, наряду с теплокровными и чешуекрылыми, которые откликнулись на взрывоподобный филогенез цветковых растений.

Сукцессионные процессы могут идти по двум основным направлениям: первично как развитие и совершенствование живого путем биосферных смен растительных и животных формаций (транссукцессии), и вторично как повторение развития надорганизменных образований (по типу онтогенеза у отдельно взятых организмов) с последовательной сменной доминантов без нарушения климаксовых состояний устоявшихся формаций (собственно сукцессий).

Устойчивость экологических систем в значительной мере определяется потоками вещества, энергии и регулирующими их генетико-биохимическими взаимодействиями между организмами с помощью биологически активных веществ информационного типа (хемоэффекторами, хемолегуляторами и хемомедиаторами из класса изопреноидов), воздействующими на скорости процессов воспроизводства (продуктивности), жизнеспособности (выживаемости) и завершенности онтогенеза.

В эволюционном плане прослеживается усиление организующей роли высших растений, выразившееся в формировании единого информационно-метаболического пространства вместе с фитофагами и связанными с ними паразитами и повышение зависимости их метаболизма от биохимического синтеза терпеноидов растений, вплоть до получения ими веществ в готовом виде от конкретных растений.

Бурное развитие биохимической экологии раскрывает сущность современной науки об окружающей среде — синэкологии как физиологии надорганизменных уровней организации живого: популяций, патосистем, сообществ и др., изучающей эмержентные закономерности и механизмы их функционального взаимодействия в рамках формирующегося и расширяющегося единого информационно-метаболического пространства, в котором изопреновая информационная регуляция является одним из ведущих факторов самоорганизации и управления экосистем. Этим она существенно отличается от аутэкологии, т. е. экологии онтогенеза особи.

Структуризация иерархичности ЕИМП имеет отдаленное сходство с кристаллизацией (как тут не вспомнить идеи В. И. Вернадского и В. Н. Сукачева о единстве живого и косного веществ, объединенных единым понятием биогеоценоз). Однажды начавшись процесс удлинения и ветвления информационных, функциональных связей (и биохимической структуры информационных веществ) расширяющегося метаболического пространства в ряду продуцент—консумент, ведет к усилению зависимости последних от метаболизма продуцента, делая их как бы своей прочной «тенью». Сочетание положительных (консументы I уровня) и отрицательных (консументы II уровня) обратных связей является одним из главных звеньев регуляции длительного сохранения устойчивости биогеоценозов (гомеостаз), как уравновешивание скоростей процессов смертности (выживаемости) и рождаемости.

Процесс формирования ЕИМП происходит в двух направлениях: эволюционно с повышением уровня автономности организмов от норм изменчивости среды и абаптивно, в результате отбора преадаптивных форм. Первое направле-

ние связано с циклоартанами, второе — с олеанан-даммаранами, как специализация к условиям определенной нормы изменчивости среды.

Концепция ЕИМП отражает существование универсального экологического и биохимико-генетического механизма поддержания стабильности экосистем и развития живого. Этот механизм в прямом направлении: токсиканты (1 / 0) — информационные регуляторы (> / <) — действуют как организатор и регулятор патосистем (сокр. ПАРМ). Этот же механизм в обратном (реверсном) направлении действует как механизм репродуктивной изоляции (сокр. РИМ) в видообразовании: постзиготические РИМ, снижающие жизнеспособность и плодовитость гибридов (> / <) — презиготические РИМ, предотвращающие образование гибридных зигот (1 / 0), включая сюда и поведенческую изоляцию (Айала, Кайгер, 1988). Оба направления ЕИМП, действующего по типу воронки: центростремительно, т. е. ПАРМ (патосистемный регуляторный механизм) и центробежно, т. е. РИМ (репродуктивно изолирующий механизм видообразования), сформировались, видимо, одновременно как реакция в ответ на изменчивость среды и возникновение фитопаразитизма со стороны низших организмов (бактерий, вирусов, грибов и т. п.). Но особое развитие они получили в ходе становления покрытосеменных и появления фитофагии у членистоногих, как фактор повышения общей автономности от среды на основе более тесной взаимозависимости.

Покрытосеменные растения и их патосистемное окружение из различных консументов (вирусы, бактерии, грибы, нематоды, насекомые, клещи и прочие) в меловой период окончательно сформировали новый, ранее не существовавший на Земле тип системной организации потоков распределения энергии, вещества и информации в фитосообществах в форме сложной иерархии пастосистем и колебательных контуров, что на несколько порядков усилило устойчивость биогеоценозов, усовершенствовался механизм их самоорганизации и саморегуляции. Биогеоценоз как саморегулирующаяся система сама детерминирует область собственной устойчивости, при этом основная подсистема — фитоценоз через обратные связи регулирует все подчиненные подсистемы. При этом фитофаги в результате их избирательного воздействия в ходе r/K-отбора менее адаптированных организмов являются главным фактором, определяющим устойчивость всей экосистемы в целом, «работая» на адаптивно стабильную стратегию (АСС) выживания в ходе ее коэволюции.

Коэволюционные и внутрипатосистемые взаимодействия растений с животными-фитофагами являются, возможно, дальнейшим развитием их отношений с другими гетеротрофами, например грибами, которые определенно произошли от гетеротрофных примитивных эукариот, стоящих близко к истокам главной линии царства животных. В контексте данной работы эволюцию можно рассматривать как сальтационный (дискретный) процесс, детерминированный (определенный) неизберательным действием отбора. Тренд эволюции канализован предшествовавшей адаптацией по количественным признакам. Адаптация — стохастичное (вероятностное) состояние как итог избирательного процесса абаптации полиморфизма преадаптивных форм по качественным признакам.

Таким образом, совокупность состояния процессов — есть механизм роста и развития живого. Методы изучения динамики изменений состояний численности (плотности) и кинетика скорости процессов роста популяций принципиально различны. Первые — радикальны, монофакториальны, основаны на сопоставлении с контролем и статистическом подходе к моделированию (временные ряды, «черный ящик» и т. п.). Вторые — полифакториальны, бази-

руются на сопоставлении с эталоном и системном подходе к имитационному (балансовому и др.) методу моделирования.

Заключение

Радикальные глобальные смены форм жизни в историческом прошлом представляются имманентно детерминированным процессом, в основе которого лежат биохимические и генетические причины. Особый тип глобальных сукцессий развития, носящий дискретный характер, таков, что для них на самых ранних этапах необходимы условия, появляющиеся в ходе обычных сукцессий (повторений) в нарушенных ценозах, особенно, если они выходят за рамки локальности. Учитывая, что примерно 1/3 поверхности суши используется под сельскохозяйственные угодья, экстенсивное расширение площади распахиваемых и параллельно с этим по каким-либо соображениям бросовых земель (радиационные зоны, залежи, пустоши, терриконы и т. д.) может благоприятствовать изменению хода естественных сукцессий. Это — одна из многих причин, в том числе генетические, эпидемические и прочие, которые обостряют проблему необходимости введения управления стабильностью и безопасностью биогеоценозов и агроэкосистем.

Понимание важности биохимической сущности метаболических процессов вынудит решать проблемы управления ростом продуктивности растениеводства в тесной связи с необходимостью одновременной заботы о повышении его жизнеспособности, применительно к биотической среде на основе учета принципов стабилизирующего отбора в селекции новых сортов по всему комплексу количественных признаков одновременно, в отличие от фитосанитарии (как метода элиминации), где используется дискретный критерий величины гибели (N) по состоянию на момент учета. Методы управления и регулирования ростом популяций предполагают введение интегрированного критерия внутренней скорости эпидемического роста популяций (r), отражающего соотношение процессов смертности (когортные таблицы выживания) и рождаемости (возрастная таблицы плодовитости), из которых слагаются таблицы жизни (Life table), обеспечивая гомеокинез. Соотношение этих двух разнонаправленных процессов — в сущности и есть балансовый механизм кинетической стабилизации динамики сукцессионных процессов в экосистемах. Сочетание гомеостаза и гомеокинеза лежит в основе стабильности экосистем.

Нарушение этого баланса, например, при повышение скорости смертности при односторонней фитосанитарии, т. е. при использовании остротоксичных препаратов широкого спектра действия и внедрении «иммунных» сортов, приводит к изменению демографической структуры популяций вредных видов и создает для них односторонние преимущества для повышения скорости воспроизводства, происходит сдвиг генных частот в патосистемах «ген на ген» (нарушается стандартное распределение генных частот в правиле Кастла-Харди-Вайнберга), сопровождающееся ускорением процессов рекомбинации и доминирования резистентных к пестицидам и сортам форм, сформировавшихся на основе преадаптивного моногенного (точкового) мутагенеза.

Воздействие консументов носит избирательный характер, т. е. укладывается обычно в рамки представлений о направленном и стабилизирующем отборе, что способствует повышению устойчивости патосистем в их адаптированности (r/K-отбор преадаптивных форм). Современное влияние человека, напротив, часто носит прямой, неизбирательный характер, т. е. соответствует представлению об катастрофическом отборе, разрушает и дестабилизирует экосистемы, нарушает их системную устойчивость, создает этим предпосылки для нового рывка

эволюции с непредсказуемыми последствиями. В таких условиях возрастает роль охраны природной среды и ботанических садов, создания природного генобанка для восстановления утрачиваемого биоразнообразия.

Не допустить раскачивания экосистем в результате одностороннего применения методов направленного отбора можно лишь путем управления онтогенезом, регулированием демографической структуры популяций и скорости воспроизводства на основе принципов теории стабилизирующего отбора.

Авторское свидетельство СССР № 351552. Способ получения плюмбагина / Л. Р. Щербановский, Г. И. Нилов; по заявке № 1372152 от 6 окт. 1969 г. Зарегистрировано 19 июня 1972 г. Разработка ГНБС (Ялта, Украина).

Авторское свидетельство СССР № 621351. Способ получения плюмбагина / Л. Р. Щербановский, М. А. Кочкин, Ю. А. Лукс, Г. И. Нилов; по заявке № 2459767 от 5 марта 1977 г. Зарегистрировано 6 мая 1978 г. Разработка ГНБС (Ялта, Украина).

Авторское свидетельство СССР № 1300672. Аттрактивный состав для самцов гвоздичной листовертки Cacoecimorpha pronubana Hbn. / Н. П. Секерская, Э. Р. Мыттус, М. К. Лаанмаа, Х. К. Ааб; по заявке № 3911772 от 10 июня 1985 г. Зарегитрировано 1 декабря 1986 г. Совместная разработка ГНБС (Ялта, Украина), ТГУ и ПО «Флора» (Таллинн, Эстония).

Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика : В 3 т. Т. 3 : Пер. с англ. − М. : Мир, 1988. − С. 204—209.

Акимов Ю. А., Кинтя П. К., Фадеев Ю. М. Тритерпеновые гликозиды в систематике и эволюции цветковых растений // Растительные ресурсы. − 1997. − **33**, вып. 2. − С. 114—125.

Бауэр Э. С. Теоретическая биология : Монография. − М. ; Л. : Изд-во Всесоюз. ин-та эксперим. мед., 1935. − 207 с.

Героут В. Некоторые аспекты взаимоотношения между растениями и насекомыми и биологические функции изопреноидов // Успехи химии. − 1974. − **43**, вып. 1. − С. 148—180.

Дубинин В. Б. Подтип Chelicerophora. Хелицероносные членистоногие // Основы палеонтологии : Трахейные и хелицеровые. − М. : Изд-во АН СССР, 1962 − С. 375—530.

Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые) // Тр. палеонтол. ин-та АН СССР. − М. : Наука, 1978. − Т. 165. − 200 с.

Кальвин М. Химическая эволюция. − М. : Мир, 1971. − 240 с.

Криволуцкий Д. А., Рябинин Н. А. Панцирные клещи в ископаемых смолах Сибири и Дальнего Востока // Докл. АН СССР. − 1976. − **230**, вып. 4. − С. 945—948.

Криволуцкий Д. А. Красилов В. А. Панцирные клещи в отложениях верхней Юры СССР // Морфология и диагностика клещей : Сб. науч. работ. − Л. : Изд-во ЗИН АН СССР, 1977. − С. 16—24.

Левинсон Г. Терпеноидные феромоны и гормоны: их эволюция и биосинтез // Успехи химии. − 1974. − **43**, вып. 1. − С. 181—194.

Левинтон Д. С. Большой взрыв в эволюции животных // В мире науки. − 1993. − № 1. − С. 42—50.

Лукнер М. Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных. − М. : Мир, 1979. − 548 с.

Мейен С. В. Гипотеза происхождения покрытосеменных от беннеттитов путем гамогетеротопии // Журн. общей биол. − 1986. − **47**, № 3. − С. 291—309.

Митрофанов В. И. Эволюция и систематика тетранихоидных клещей // Фауна и экология безпозвоночных животных Грузии. − Тбилиси : Мецниереба, 1983. − С. 13—28.

Митрофанов В. И. Кульман В. Н. Испытание синтетических половых феромонов двух видов паутинных клещей на аттрактивность // Биологический метод защиты растений : Тез. докл. науч.-произв. конф. (Минск, 18—19 апреля 1990) − Минск, 1990. − С. 277—278

Митрофанов В. И., Попов С. Я., Кульман В. Н. Совместное использование феромонов и акарицидов для борьбы с паутинными клещами на сельскохозяйственных культурах // Изв. Тимирязев. с./х. академии. − М. : Изд-во МСХА, 1994. − С. 146—152.

Митрофанов В. И., Фадеев Ю. М., Манько А. В. и др. Информационный фактор организации патосистем и их коэволюции на примере регуляции онтогенеза и воспроизводства Acari и Insecta и синхронизации их филогенеза с Angiospermae. Сообщение 1 // Вестн. зоологии. − 2007. − **41**, № 1. − С. 3—11.

Михайлова И. А., Бондаренко О. Б., Обручева О. П. Общая палеонтология : Учебник. − М. : Изд-во МГУ, 1989 − 384 с.

Родендорф Б. Б. Значение насекомых в историческом развитии наземных позвоночных // Палеонтол. журн. − 1970. − № 1. − С. 10—18.

Родендорф Б. Б. Общие закономерности эволюции насекомых // Историческое развитие класса насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. − 1980. − **175**. − С. 174—185.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. − Л. : Наука, 1987. − 439 с.

Телитченко М. М., Остроумов С. А. Введение в проблемы биохимической экологии: биотехнология, сельское хозяйство, охрана среды. — М. : Наука, 1990. — 288 с.

Фадеев Ю. М., Митрофанов В. И. К вопросу о существовании единого метаболического пространства // Ботанические сады-центры сохранения биологического разнообразия мировой флоры : Тез. докл. Сессии Совета ботанич. садов Украины (Ялта, 13—16 июня 1995). — Ялта, 1995. — С. 204—206.

Devon T. K., Scott A. I. Handbook of naturally occurring compounds // Triterpens. — New York ; London : Acad. press, 1972. — Vol. 2. — P. 283—384.

Kintya P., Fadeyev Y., Mitrofanov V. About the role isoprenoids in the evolution of insects // Proceeding of the 1V-th International Simposium Regional Multidisciplinary Research Romania—Jugoslavia—Ungaria (16—18 noiembrie 2000, Timi, soara., Romania). — Timi, soara, 2001. — P. 55—59.

Krantz G. W., Lindquist E. E. Evolution of phytophagous mites (Acari) // Ann. Rew. Entomol. — 1979. — **24**. — P. 121—158.

Lindquist E. E. Current theories on the evolution of major groups of Acari and on their relationships with other groups of Acachnida with consequent implication for their classification // Acarology VI. Vol. 1 / Eds D. A. Griffiths, C. E. Bowman. — New York : John Wiley & Sons, 1984. — P. 28—62.